

Les glandes operculaires de la petite vive, *Trachinus vipera* C.V. (Téléostéens, Trachinoidea, Trachinidae).

I - Étude cytologique.

Claude Perrière* et Catherine Michel**

**Laboratoire de Biologie animale appliquée,
Centre d'Études Pharmaceutiques,
Université de Paris-Sud, 92296 Châtenay-Malabry, France,
et Station Biologique, 29211 Roscoff, France.
**INSERM, U 239, Faculté Xavier Bichat,
16 rue Henri-Huchard, 75018 Paris, France.*

Résumé : Chez les Vives, les glandes venimeuses sont en relation avec les aiguillons osseux de la première nageoire dorsale ou avec une expansion de l'os operculaire. Il s'agit de glandes compactes dépourvues de canal, constituées de grandes cellules glandulaires et de cellules-support dont la fonction est double : maintien de la cohésion des glandes venimeuses, par le nombre élevé de rangées de desmosomes et d'interdigitations ; renouvellement des cellules glandulaires. L'origine épidermique de ces cellules-support est montrée. Une hypothèse concernant l'évolution des cellules glandulaires est proposée.

Abstract : In Trachinidae, venomous glands are dependant of spines burden by first dorsal fin and opercular bone. These glands without canal are composed of great glandular cells and support-cells for wich two functions are pointed out : they allow tissue cohesiveness by a great number of desmosomes and interdigitations between adjacent cells ; they renew young glandular cells and assume the initiation of the secretion of venom constituents. Epidermal origine of supporting cells is demonstrated. Hypothesis about glandulary cells evolution is proposed.

INTRODUCTION

Une abondante littérature est consacrée aux "envenimations" des plaies provoquées par les piquères des Poissons marins. Parmi ceux-ci, figurent les Trachinidae qui sont d'ailleurs les Téléostéens les plus dangereux des côtes françaises. Des aiguillons en relation avec des glandes venimeuses sont présents au niveau des opercules et des rayons épineux de la première nageoire dorsale (Fig. 1).

L'observation la plus ancienne concernant la toxicité des Vives semble être due à Apollodorus d'Alexandrie (environ 350 avant JC), auteur d'un ouvrage portant sur les animaux piquants et mordants ; le texte, malheureusement aujourd'hui détruit, a été rendu public par Nicander (*Theriaca et Alexipharmaca*) qui créa le terme de dragon marin pour *Trachinus*. Pline l'Ancien et Aristote reprirent ces observations, mais c'est à Rondelet (1507) que l'on doit la liste des effets causés à l'Homme par la piquère des Vives et la première description de l'épine operculaire.

Malgré cela, au siècle dernier, la nature venimeuse des rayons épineux des Vives n'a pas été admise par tous les auteurs. Pour Allman (1840), Gressin (1884), Coupin (1899) et Coutière (1899), le fait est certain; par contre, Lacepède (1798),

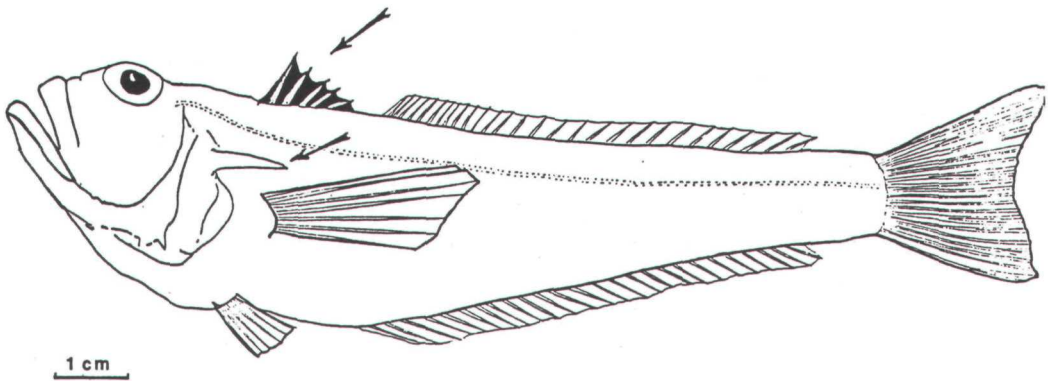


Fig. 1 : Schéma de *Trachinus vipera* en vue latérale gauche (les flèches indiquent la position des aiguillons venimeux).

Sonnini (1807), Cuvier et Valenciennes (1828) ne reconnaissent pas ces Poissons comme étant venimeux, alors que Day (1880) et Gunther (1880) leur attribuent des propriétés venimeuses sans glandes spécifiques (et font, dans ce cas, l'hypothèse d'une sécrétion mucotoxique de la peau).

L'anatomie de l'appareil inoculateur et venimeux des Trachinidae a été décrit par Rondelet (1507) et Allman (1840). Byerley (1849) démontra l'existence des glandes dorsales et des glandes operculaires. Les observations de Schmidt (1874, 1875), plus fondamentales, ont été reprises par Gressin (1884). La première description histologique est due à Parker (1888) et a été complétée par Bottarel (1889), Porta (1905), Borley (1907) et plus récemment, par Evans (1907, 1923) et Bott (1939).

En même temps, l'existence du venin chez les Vives a été établie avec certitude. En effet, si pour Phisalix (1899), les symptômes répertoriés (gangrène, fièvre, abcès, phlegmons, délire...) sont dus à une infection secondaire de la plaie, tous les autres auteurs s'accordent à admettre la présence d'une substance toxique au niveau de l'appareil inoculateur. D'ailleurs, la douleur est proportionnelle en intensité à la dose inoculée (Gressin, 1884) et les phénomènes observés sont plus ou moins intenses selon le lieu de la piqûre et la saison. Pour Bottard (1889), le venin paraît surtout actif au moment du frai. Briot (1903 b) va plus loin, en émettant l'hypothèse d'une différence dans la nature des venins provenant des épines operculaires et des épines dorsales : les conséquences d'une piqûre par les aiguillons operculaires seraient plus graves que celles d'une piqûre due aux aiguillons dorsaux.

En ce qui concerne les glandes venimeuses des Vives, les travaux les plus modernes sont ceux de Skeie (1962, 1966) et surtout de Halstead et de ses collaborateurs (Halstead & Modglin, 1958 ; Halstead, 1970, 1971 ; Roche & Halstead, 1972). Outre leur valeur descriptive, ces travaux ont l'avantage de montrer la grande ressemblance existant entre les appareils venimeux de tous les Poissons Os-

teichthyens, ainsi qu'en attestent, en particulier, les études portant sur *Notesthes robusta*, *Scatophagus argus*, *Solenotoca multifasciata*, et divers Trachinidae, Uranoscopidae, Scorpaenidae, Carangidae, Batrachoididae (Cameron & Endean, 1966, 1970, 1972 ; Halstead, 1970 ; Roche & Halstead, 1972 ; Capape *et al.*, 1976).

Dans ces divers cas, les glandes venimeuses sont en relation avec une épine osseuse, encapsulées dans une couche de tissu conjonctif en position sous-épidermique (Bertin, 1957).

La disposition des glandes venimeuses des Vives appartient au type *Scorpaena* (Pawlowsky, 1913), comme chez de nombreux Téléostéens (Pawlowsky, 1913 ; Cameron & Endean, 1966, 1970 ; Halstead, 1970). Ce type est caractérisé par la présence de rayons de nageoires lisses, en forme d'aiguille, avec deux gouttières longitudinales dans chaque rayon, et par des glandes fusiformes, reliées à l'épiderme par leur terminaison distale. Cette liaison n'a pas été mise en évidence, jusqu'à présent, chez *Trachinus*.

Chaque glande est construite sur le type de glandes multicellulaires sans canal excréteur (Parker, 1888 ; Pawlowsky, 1906, 1907, 1909 a et b, 1911, 1913). Ce sont des glandes compactes (Bertin, 1957). L'injection de venin se fait selon un mode passif : les épines se redressent sous l'effet d'une pression et pénètrent dans les tissus de l'agresseur ; l'épiderme apical, le conjonctif se déchirent (quelquefois, l'épine se casse) et le poison est introduit dans la plaie. Il n'y a pas d'écoulement continu hors de la glande intacte.

Ce bilan rapide montre que nos connaissances de la structure des glandes venimeuses des Vives méritent d'être complétées, en particulier par des études ultra structurales. C'est l'objet de ce travail.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Vives récoltées à Roscoff sont conservées au laboratoire de Châtenay-Malabry, en chambre froide, dans les conditions précédemment décrites (Perrière, 1980).

Après anesthésie des Poissons par le MS 222 (Laboratoires Sandoz), les opercules sont sectionnés et immédiatement plongés dans les fixateurs choisis.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE DES GLANDES VÉNIMEUSES

Deux types de traitements sont alors utilisés.

Décalcification des épines osseuses après fixation :

Elle est effectuée selon diverses méthodes, après fixation au formol salé pendant 24 heures, par immersion dans :

- l'acide trichloracétique à 5 % dans l'eau, pendant 3 jours,
- l'acide nitrique à 5 % dans l'alcool 100° (5 jours),
- le DC-LMR, milieu décalcifiant à action rapide (commercialisé par la Société Labo-Moderne) utilisé pur. Les bains sont prolongés jusqu'à ce que l'os soit mou (plus de 12 heures).

Les durées retenues, trop longues pour une bonne conservation des parties molles, ont été nécessaires pour couper l'os operculaire sans écraser la glande venimeuse.

Fixation des glandes disséquées :

Les pièces sont plongées quelques minutes dans le fixateur retenu (Bouin, Baker, Carnoy, Gendre, Susa), puis les glandes sont disséquées sous la loupe binoculaire, dans le fixateur, en conservant au maximum leurs relations avec l'épiderme. La dissection est délicate : le venin sourd à l'extrémité de l'épine sous l'effet d'une faible pression exercée sur la glande. La fixation est ensuite prolongée pendant un temps variable :

- Bouin 24 à 48 heures ;
- Baker 36 heures ;
- Carnoy 2 heures ;
- Gendre 4 à 8 heures ;
- Susa de Heidenhain 2 à 22 heures.

Les pièces, après déshydratation et inclusion sous vide dans le paraplast, sont coupées à 5 µm d'épaisseur.

Les colorations morphologiques utilisées sont :

- Azan (Heidenhain, 1916),
- Trichrome de Prenant.

ÉTUDE CYTOLOGIQUE

Les glandes sont disséquées dans de l'eau de mer filtrée, puis plongées pendant 1 h 15 à 4 °C, dans une solution de glutaraldéhyde à 3 % dans le tampon cacodylate 0,2M, pH 7,2, contenant 2 % de chlorure de sodium.

Elles sont ensuite rincées pendant 15 à 30 minutes dans le tampon froid, puis post-fixées dans l'acide osmique à 2 % dans le tampon de Palade, à 4 °C pendant l'heure. Après déshydratation par les alcools et passage à l'oxyde de propylène, elles sont incluses dans l'araldite. Les coupes ultrafines sont faites à l'aide d'un microtome LKB 8.800 Ultratome III, puis contrastées avec l'acétate d'uranyle (Watson, 1958) et le citrate de plomb (Reynolds, 1963) ; avant d'être examinées avec un microscope électronique Philips EM 301.

STRUCTURE DES GLANDES VÉNIMEUSES

OBSERVATION DES GLANDES EN PLACE

La décalcification des pièces a permis d'observer en place, les relations des glandes avec les tissus environnants, osseux ou épidermiques en particulier.

Une coupe transversale des glandes en place montre en fait la présence de quatre zones (cliché 1, Fig. 3) :

- l'épiderme avec des cellules de diverse nature ;
- le derme ou conjonctif, assez épais, constituant autour de la glande une capsule conjonctive périglandulaire ;
- les "glandes venimeuses" constituées de grandes cellules ;
- une épine osseuse en T ou en haltère,

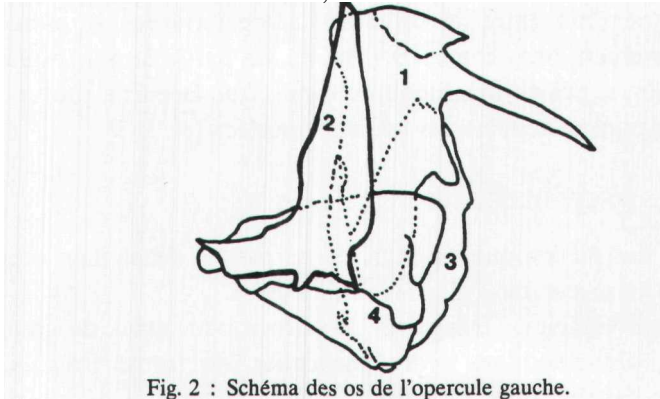
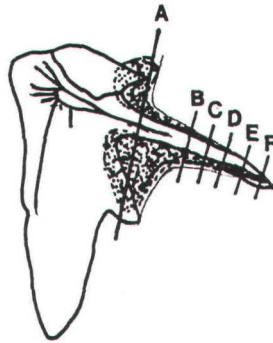


Fig. 2 : Schéma des os de l'opercule gauche.

Dans le cas de *Trachinus vipera*, deux glandes operculaires sont logées à la base de chaque épine operculaire, osseuse (Fig. 2) et s'engagent dans des sillons creusés dans l'os operculaire. Chacun des trois à sept rayons de la première nageoire dorsale sont, eux aussi, creusés de deux gouttières contenant chacune une glande venimeuse (Fig. 3).

Le trajet de ces sillons est à peu près rectiligne dans les épines dorsales. Au niveau de l'épine operculaire, le sillon subit une légère torsion hélicoïdale : la glande qui occupe une position ventrale, dans l'opercule en place, se prolonge dans un sillon osseux latéro-externe ; la glande de position dorsale devient latéro-interne (Fig. 3).

La base de la "glande" operculaire est logée dans une dépression de l'os, puis, lorsqu'on remonte le long de l'épine, l'os prend une forme de huit, flanqué latéralement des deux glandes venimeuses ; enfin, il acquiert la forme en champignon (Fig. 3), classiquement décrite dans l'appareil venimeux des Poissons (Halstead, 1970). A l'extrémité tout à fait apicale, l'épine s'amincit, tandis que l'importance relative des glandes augmente ; enfin, il ne reste que des cellules glandulaires en amas, entourées de tissu conjonctif et d'épiderme : la "glande venimeuse" recouvre donc la partie distale de l'épine osseuse (Fig. 3F).



Coupes transversales

Les “glandes venimeuses” sont entourées d'une couche épaisse de tissu conjonctif qui peut pénétrer entre les cellules, en larges travées, et morceler ainsi la “glande venimeuse” en lobes compacts (Fig. 4). La partie la plus externe contient, du côté épidermique, des chromatophores, tandis que la partie profonde renferme des vaisseaux sanguins contenant des hématies nucléées (pl. I, 3).

OBSERVATION DES PIÈCES DISSÉQUÉES

La dissection des pièces, qui a permis de ne pas les décalcifier, rend l'observation plus précise au niveau des “glandes venimeuses”.

Chaque “glande venimeuse” apparaît constituée d'un amas de grandes cellules (150 à 200 μm), disposées sans ordre particulier, de forme irrégulière (Fig. 4) montrant une ou deux sections de noyaux aplatis rejetés à la périphérie de la cellule, et contenant un ou plusieurs nucléoles (pl. I, 2).

Ces grandes cellules définies comme des cellules glandulaires ont un cytoplasme, soit homogène, soit grenu. Ces deux types de cellules s'observent surtout après fixation au Carnoy qui a, en outre, la particularité de faire apparaître des lacunes circulaires ou ovoïdes dans le cytoplasme (dissolution de certains constituants cytoplasmiques).

Les cellules glandulaires sont séparées les unes des autres par un tissu de soutien constitué de cellules très aplaties, les cellules support, dont les noyaux sont bien visibles, mais dont les limites sont indiscernables (pl. I, 2). Ce tissu est distinct du tissu conjonctif qui entoure les cellules glandulaires (Fig. 4). A certains niveaux, on observe au sein de ce tissu, des cellules ovoïdes, de petite taille (5-8/20 μm) dont le cytoplasme se colore comme celui des cellules sécrétrices. Ce caractère indique qu'il peut s'agir là de jeunes cellules glandulaires.

Au niveau de chaque coupe, quelques cellules glandulaires contiennent des vacuoles dont la coloration diffère de celle du cytoplasme. Des vacuoles de même aspect se rencontrent au niveau du tissu de soutien (Fig. 4).

Des grandes cellules sécrétrices à cytoplasme éosinophile (Prenant) contiennent quelquefois des enclaves de granules noirâtres entourés d'une substance colorée en

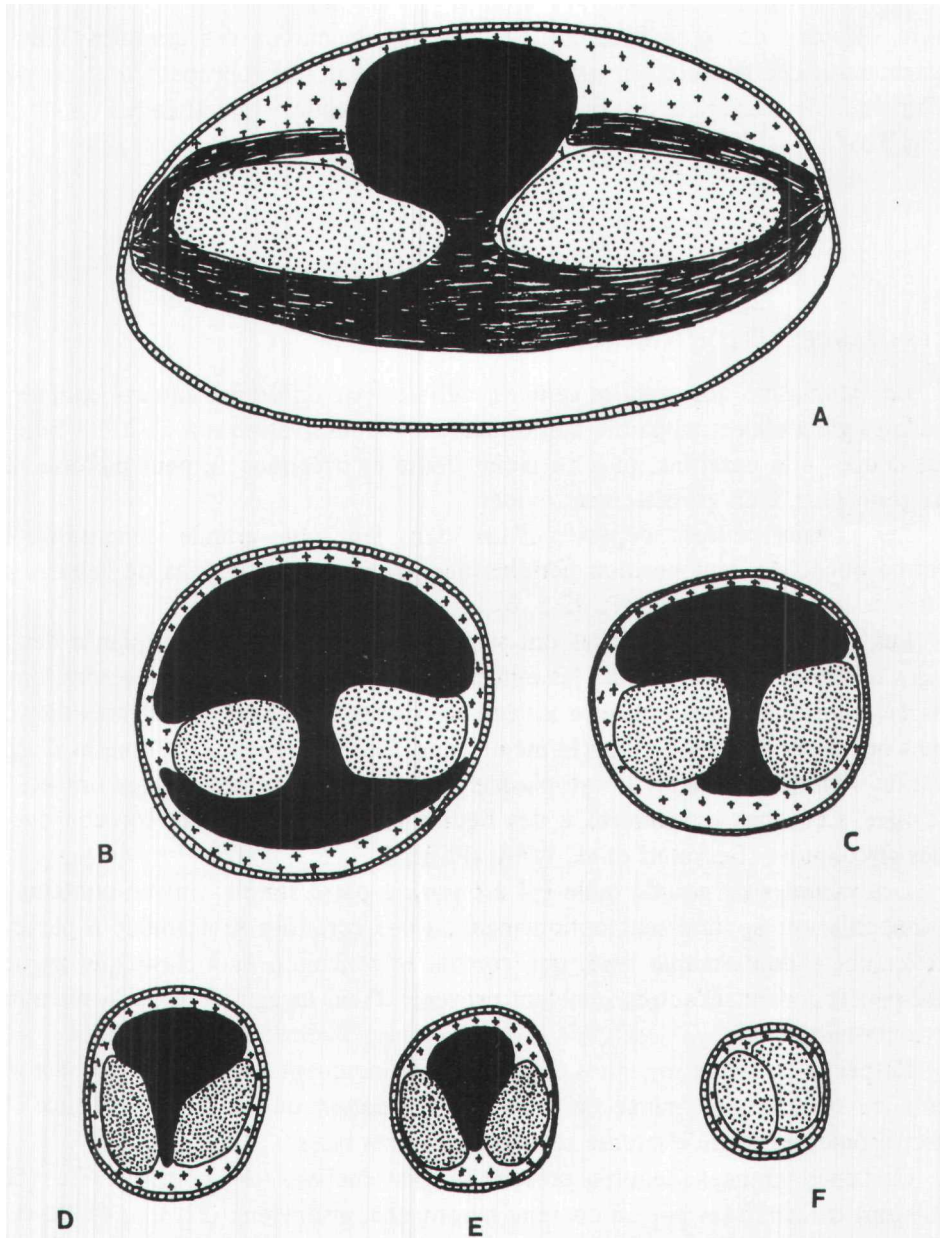
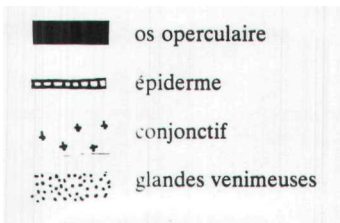


Fig. 3 : Schéma des glandes venimeuses en place au niveau de l'os operculaire. Coupes A à F : coupes transversales effectuées aux niveaux indiqués.



vert, disposée de façon irrégulière et discontinue autour des granules. Plus fréquemment, des granules en amas, d'importance variable, occupent tout ou partie d'une cellule sécrétrice, ou sont répartis entre les cellules glandulaires (pl. I, 3, 4 ; Fig. 5B).

OBSERVATIONS ULTRASTRUCTURALES

LES GRANDES CELLULES (Pl. I, 2 ; Pl. II, 5, 6, 8)

Le cytoplasme des grandes cellules, définies par différents auteurs comme des cellules glandulaires, apparaît, conformément à l'observation qui en a été faite sur les coupes à la paraffine, plus ou moins dense et irrégulier ; il peut paraître lâche et grumeleux, à un grossissement modéré.

Les noyaux peuvent dépasser 10 μm dans leur plus grande dimension ; leur forme polylobée, leur position périphérique, évoquent des noyaux de cellules proches de la dégénérescence (Pl. II, 5, 6).

Les organites cytoplasmiques ont surtout été remarqués en périphérie des cellules et à proximité du noyau, les mitochondries, peu nombreuses, ovoïdes, ont un aspect classique et peuvent être isolées ou former des chaînes ; de rares dictyosomes ont pu être observés dans la même zone. Des lysosomes, de forme et d'aspect variés, sont répartis dans le cytoplasme. Des vésicules autophagiques ont été observées. Certaines ressemblent à des figures myéliniques dont le contenu évoque des glycolipides (Berkaloff et al., 1978), (Pl. II, 5, 8 ; Pl. III, 12).

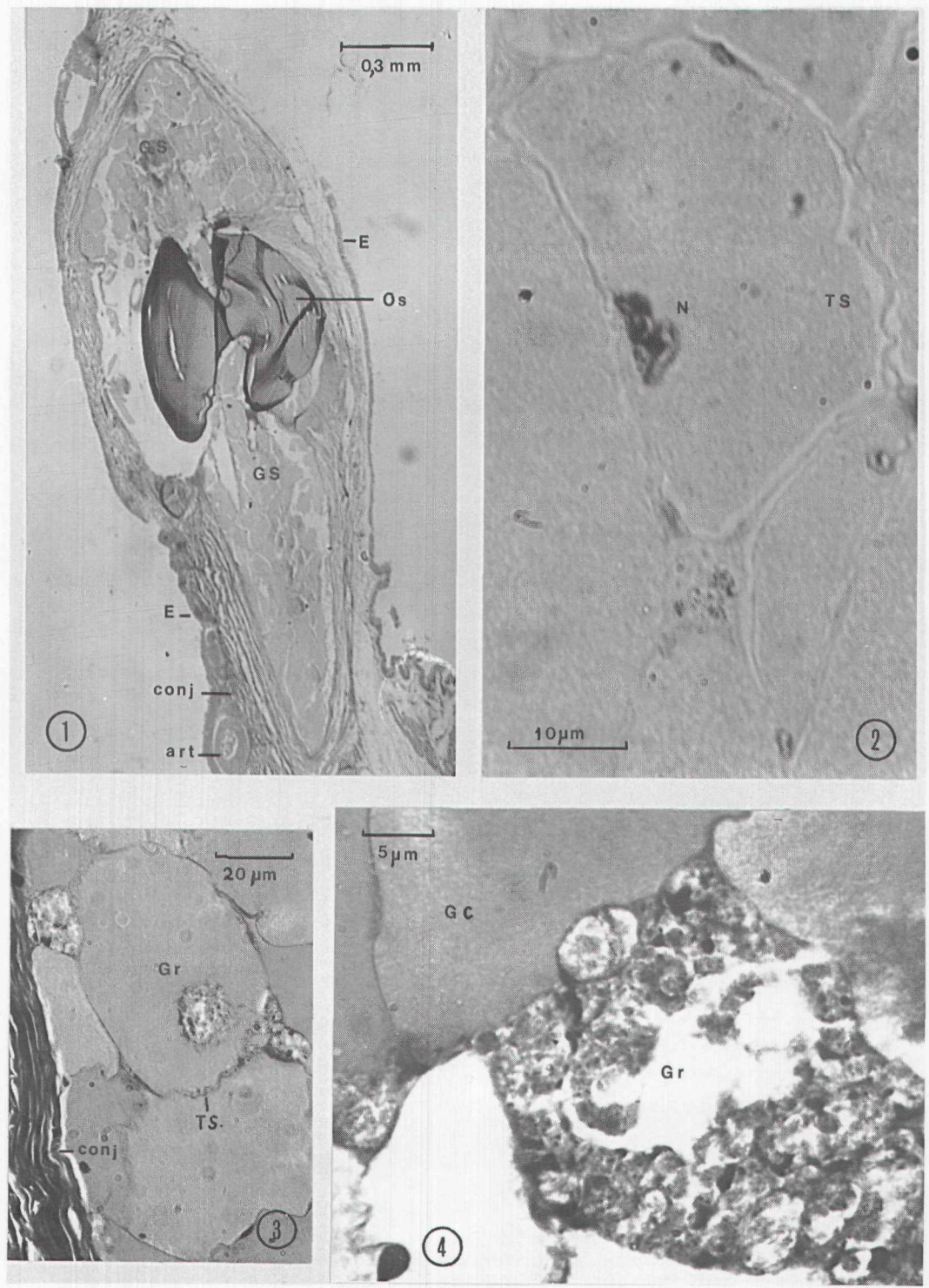
Des vacuoles de grande taille (4 à 6 μm), à paroi simple, ont un contenu peu osmiophile ou apparaissent optiquement ; vides certaines se forment à partir du réticulum endoplasmique lisse, qui, comme le réticulum endoplasmique rugueux, est peu abondant. D'autres semblent provenir d'une invagination de la membrane cytoplasmique.

Easpect des divers organites, leur nombre, indiquent une cellule peu active, à rôle de stockage, ou même en voie de dégradation ou de dégénérescence. Des dictyosomes en phase d'intense sécrétion sont très rares.

Certaines grandes cellules présentent des enclaves de grande taille (50 à 100 μm) caractérisées par un contenu hétérogène, grumeleux (Pl. I, 3, 4 ; Pl. II, 7). C'est ce que nous avons appelé les granules. Ces cellules à granules pourraient correspondre à des grandes cellules dans un état de dégénérescence avancé.

Planche I :

- 1 : Vue d'ensemble de la coupe transversale d'un opercule, montrant les glandes venimeuses en place.
- 2 : Aspect d'un fragment de la glande : grandes cellules et tissu de soutien.
- 3 : Grande cellule éosinophile présentant des amas de granules (verts après la coloration de Prenant).
- 4 : Aspect d'un amas de granules au niveau du tissu de soutien.



C. PERRIÈRE, C. MICHEL

CONTACTS ENTRE LES GRANDES CELLULES

La jonction cellule à cellule est couramment rencontrée. Elle se présente sous plusieurs aspects :

- le contact peut être simple, avec un espace intercellulaire régulier ;
- la cohésion est renforcée en certaines zones par des rangées de desmosomes d'aspect particulier. En effet, à leur niveau, le hyaloplasme des cellules est très dense et disposé en lignes parallèles à la surface. Les tonofilaments perpendiculaires à cette surface ne sont pas observés, ou tout au moins, ne se prolongent pas dans le cytoplasme de la cellule (Pl. III, 11).
- il peut y avoir des interdigitations bien que celles-ci aient surtout été observées au contact du tissu de soutien (Pl. III, 10 ; Pl. IV, 13, 16). Des grains de sécrétion sont observés dans l'espace intercellulaire (Pl. III, 9).

TISSU DE SOUTIEN

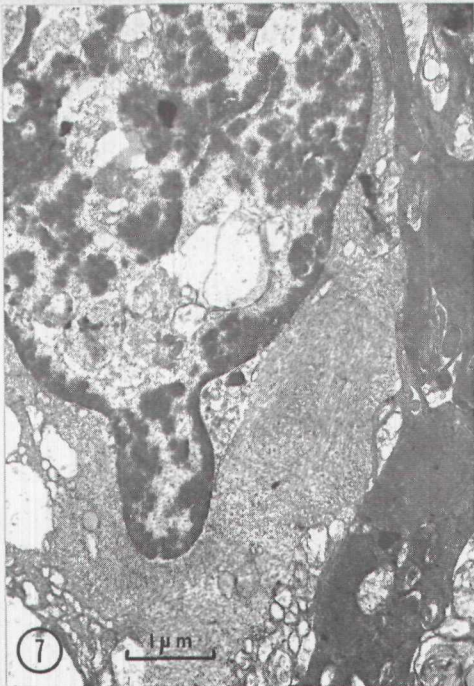
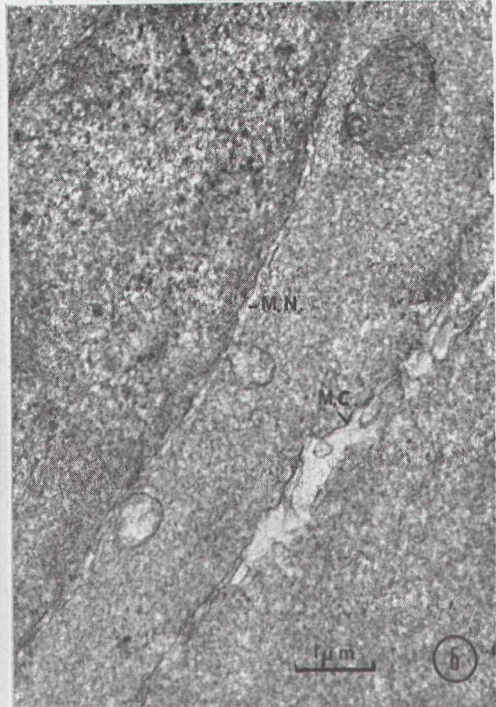
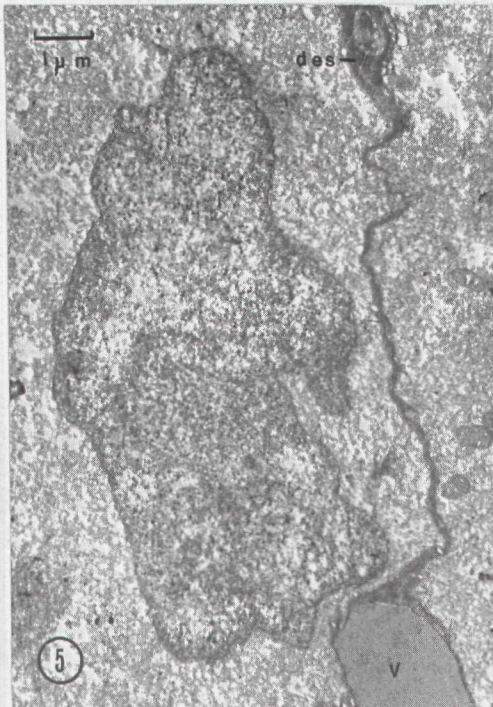
Entre les grandes cellules, se trouve parfois un cytoplasme dense qui appartient à des cellules-support, constituant un réseau de soutien (Pl. I, 2). Sur coupes à la paraffine, ce cytoplasme apparaît comme une ligne sombre, seuls les noyaux sont visibles. Les coupes ultrafines révèlent leur aspect : de forme compacte, ovoïde ou arrondie, ils renferment des masses chromatiniennes régulières et un nucléole (Pl. IV, 13). Par endroits, la jonction entre les grandes cellules et les cellules-support est renforcée par des desmosomes (Pl. IV, 13).

Le cytoplasme contient des inclusions dont certaines ont une densité plus importante que les inclusions du cytoplasme des grandes cellules. Quelques dictyosomes révèlent une phase sécrétoire et de nombreux ribosomes libres sont présents. Par contre, peu de mitochondries et de réticulum endoplasmique lisse ont été observés ; ils sont situés à proximité immédiate du noyau. Ces cellules, d'aspect caractéristique, constituent les cellules de type I.

Un deuxième type de cellules (cellules de type II) est également situé dans ce tissu de soutien (Pl. IV, 14), il s'agit de petites cellules, d'aspect plus arrondi que les précédentes, dont les limites sont plus faciles à observer que celles des cellules de type I. Le noyau a une forme ovoïde, mais il peut également être déprimé, tandis qu'une grosse vacuole peu osmiophile est logée dans la dépression et la surmonte, occupant ainsi presque tout le volume de la cellule. Le cytoplasme contient surtout des ribosomes libres, des dictyosomes, à proximité du noyau.

Planche II :

- 5 : Ultrastructure du noyau d'une grande cellule. Deux grandes cellules sont séparées par une lame de cytoplasme dense aux électrons, appartenant au tissu de soutien (cellules de type IV).
- 6 : Membrane nucléaire et membrane cellulaire d'une grande cellule (cellule de type IV).
- 7 : Granules dans une grande cellule (cellule de type V).
- 8 : Vésicules autophagiques dans une grande cellule.



C. PERRIÈRE, C. MICHEL

Les relations entre les cellules de type II et les cellules voisines rappellent celles des grandes cellules : interdigitations en forme de crochets et desmosomes.

Un troisième type de cellules (cellules de type III) correspond à des cellules de forme variée, caractérisées par un noyau aux contours irréguliers évoquant celui des grandes cellules (PL IV, 15, 16). Dans leur cytoplasme, se trouvent de grandes vacuoles au contenu peu dense aux électrons. Ces cellules sont surtout remarquables par la présence de très nombreuses vacuoles de petite taille, dont certaines sont optiquement vides, et quelquefois surmontées par du réticulum endoplasmique lisse ou des dictyosomes.

Les rapports entre les cellules du tissu de soutien et les grandes cellules ne sont pas toujours très étroits : des interdigitations, longues mais peu imbriquées, réunissent les différentes cellules. A leur contact, des traces semblent indiquer qu'un liquide puisse se déverser dans les espaces intercellulaires, chez l'animal vivant.

LE TISSU CONJONCTIF

Le fractionnement de l'ensemble de la "glande venimeuse" en lobes (PL IV, 17) est dû à la présence de tissu conjonctif entre les grandes cellules renforçant le tissu de soutien : les travées qui séparent les grandes cellules sont, dans ce cas, beaucoup plus larges que lorsque seul le tissu de soutien est présent.

Ce conjonctif apparaît essentiellement formé de fibres de collagène, comme celui de la capsule conjonctive qui entoure l'ensemble de la "glande venimeuse" (PL IV, 17). Il est séparé du tissu de soutien par une lame basale (PL IV, 17, 18) qui répond aux colorations histologiques du collagène.

Cette observation nous a incités à rapprocher l'existence de cette basale avec celle située sous l'épiderme. Une remarque intéressante concerne le contact lame basale-tissu de soutien : en effet, à ce niveau, de très nombreuses mitochondries sont disposées dans des travées de cytoplasme séparées par de grandes lacunes.

Planche III :

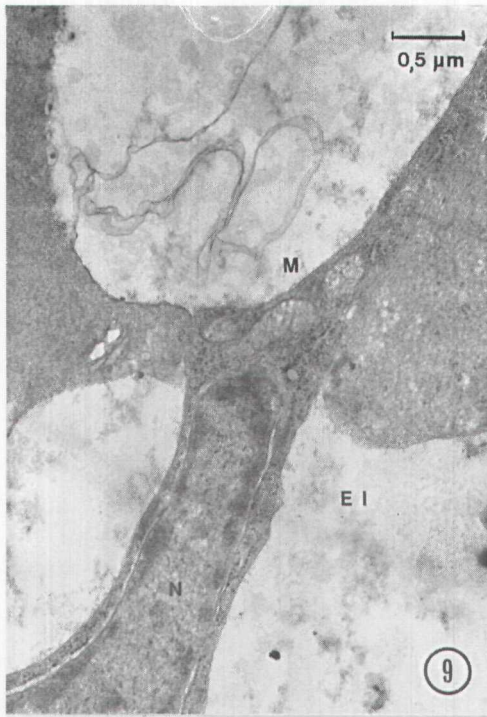
9 : Contacts entre grandes cellules et tissu de soutien. Les espaces intercellulaires sont dilatés ; on y retrouve les traces de ce qui pourrait être une substance déversée par les cellules.

10 : Contact entre cellules : interdigitations, interrompant une rangée de desmosomes.

11 : Vue d'un desmosome en gros plan.

12 : Rangée de desmosomes entre deux grandes cellules.

art. : artère ; Conj. : tissu conjonctif ; des. : desmosome ; E. : épiderme ; E.I. : espace intercellulaire ; Gr. : granules ; G.S. : Glandes sécrétrices ; idg : interdigitations ; L.B. : lame basale ; M. : mitochondrie ; M.C. : membrane cellulaire ; M.N. : membrane nucléaire ; N. : noyau ; T.S. : tissu de soutien ; V. : vacuole.



C. PERRIÈRE, C. MICHEL

PLANCHE III

DISCUSSION

Les observations qui ont été faites sur les différentes coupes permettent de faire quelques remarques générales sur la notion de "glandes venimeuses" telles qu'elles sont définies chez les Poissons, et sur leur structure.

A propos de la capsule conjonctive et du tissu de soutien

Les glandes venimeuses de type *Synanceja* ou *Scorpaena* sont compactes et dépourvues de canal (Pawlowsky, 1909 b) ; elles sont complètement séparées de l'épiderme et encapsulées dans du tissu conjonctif (Halstead et al., 1955 a et b, 1956 ; Endean, 1961 ; Cameron & Endean, 1966).

D'une façon générale, la capsule conjonctive ne pénètre pas dans la glande (Tange, 1957) ; toutefois, lorsque cela a été décrit, comme chez *Plotosus lineatus* (Tange, 1957), ce tissu se colore par les colorants du tissu conjonctif. De plus, entre les cellules sécrétrices, se trouve un tissu de soutien, composant ubiquiste des glandes venimeuses de Téléostéens (Pawlowsky, 1909 b, 1911, 1913, 1914; Tange, 1957 ; Skeie, 1962 d ; Cameron & Endean, 1972).

Chez *Trachinus vipera*, Halstead et Modglin (1958) ne font pas état de ce tissu de soutien, mais Skeie (1962) le met en évidence chez *Trachinus draco*, signalant par ailleurs que la décalcification des pièces le rend difficile à observer.

Rappelons que nous avons observé, chez *Trachinus vipera* un fractionnement de la "glande venimeuse" par des diverticules de la capsule conjonctive, divisant l'ensemble en lobes compacts, serrés les uns contre les autres. Le tissu de soutien entoure le plus souvent, les grandes cellules. L'existence, à son niveau, de produits de sécrétion, plus abondant que dans les grandes cellules, montre qu'il est distinct du tissu conjonctif. L'utilisation du microscope électronique nous renseigne davantage : le tissu de soutien est constitué de jeunes cellules sécrétrices, qui se chargent progressivement en produits de sécrétion, avant de s'hypertrophier pour former les grandes cellules riches en lysosomes, puis de dégénérer.

A propos de l'origine épidermique de la "glande venimeuse"

La nature, dermique ou épidermique, des glandes venimeuses situées dans le derme des Poissons, a été discutée. Chez les Raies, elles seraient d'origine dermique (Fleury, 1950). Dans le cas des Siluridés, les importants travaux de Pawlowsky (1914) et de Reed (1924) montrent que les glandes axillaires sont des glandes

Planche IV :

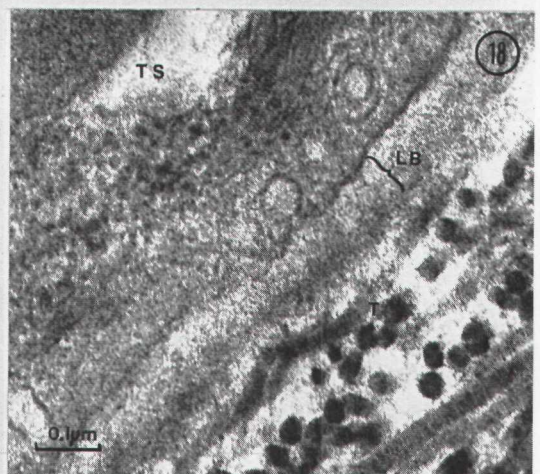
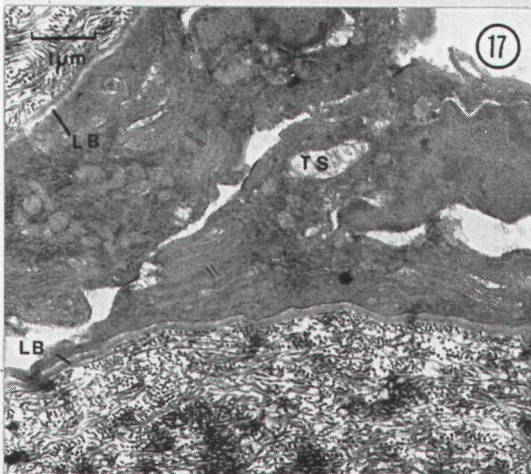
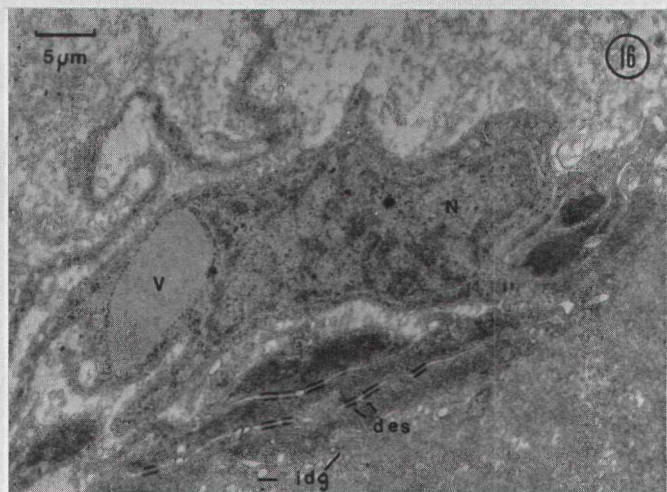
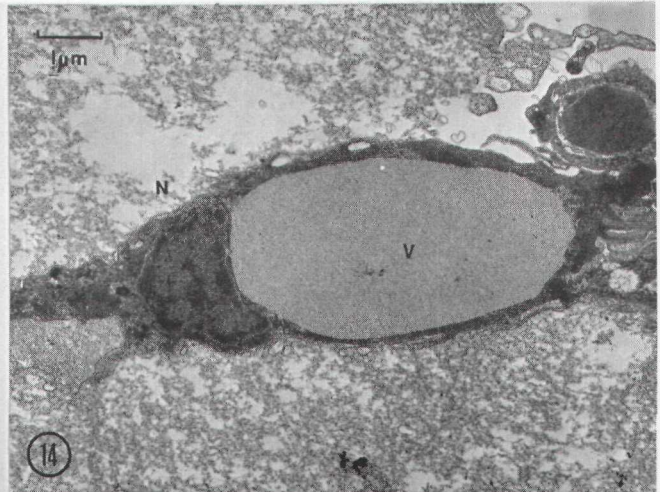
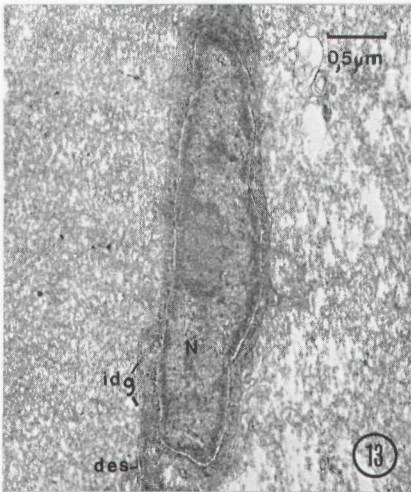
13 : Tissu de soutien (cellule de type I).

14 : Cellule de type II dans le tissu de soutien : noyau en coupe surmonté d'une grande vacuole.

15 et 16 : Cellules de type III dans le tissu de soutien ; le cytoplasme est ici très étiré.

17 : Lame basale tapissant un lobe glandulaire. Dans le tissu conjonctif, de nombreuses fibres de collagène sont visibles.

18 : Grossissement de la lame basale, entre le conjonctif et le tissu de soutien.



C. PERRIÈRE, C. MICHEL

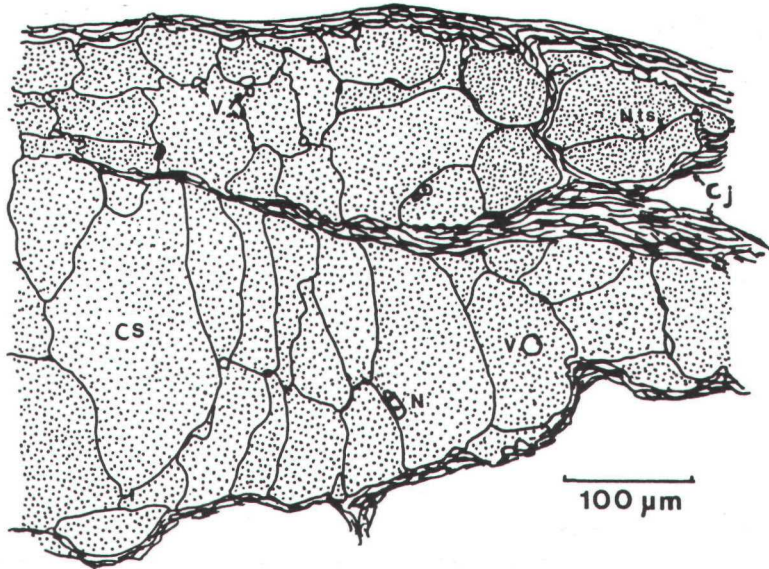


Fig. 4 : Mise en place des différentes parties d'une glande venimeuse. Plusieurs lobes sont visibles, séparés par du tissu conjonctif. Cj : tissu conjonctif ; CS : cellule sécrétrice ; N : noyau ; Nts. : noyau dans le tissu de soutien ; v. : vacuole.

compactes situées dans l'épiderme, ou des invaginations épidermiques qui s'enfoncent dans le derme. Les glandes venimeuses en relation avec les épines dorsales sont, elles aussi, d'origine épidermique (Reed, 1924). Leur relation avec l'épiderme a même été observée (Cameron & Endean, 1972). Ces derniers auteurs n'hésitent pas à étendre cette origine à l'ensemble des glandes venimeuses des Téléostéens, associées à des épines. Cependant, l'observation de la pénétration de la capsule conjonctive entre les cellules glandulaires de *Plotosus lineatus* (Tange, 1957) est, pour eux, incompatible avec une origine épidermique de la glande.

Dans le cas de *Trachinus vipera*, chaque lobe, entouré d'une capsule conjonctive, est bordé par une lame basale de même structure que la basale épidermique. C'est la raison pour laquelle notre hypothèse est en faveur d'une origine épidermique des cellules du tissu de soutien qui surmontent cette basale. Ces cellules se différencient et évoluent pour former les cellules de type I à III. Dans ces conditions, et malgré les remarques concernant *Plotosus lineatus*, (Tange, 1957 ; Cameron & Endean, 1972), les "glandes venimeuses" des Téléostéens seraient d'origine épidermique : la présence de conjonctif à l'intérieur de la "glande" (*Plotosus lineatus*, *Trachinus vipera*) pourrait correspondre à des invaginations épidermiques multiples et à une transformation des cellules épidermiques différenciées en cellules glandulaires, ou à la prolifération dans plusieurs directions d'une invagination épidermique, finissant par comprimer le tissu conjonctif.

Évolution des cellules glandulaires: hypothèse proposée

En rapprochant les diverses observations, nous sommes amenés à envisager,

pour les cellules des "glandes venimeuses" de *Trachinus vipera*, l'évolution suivante :

les "glandes venimeuses" proviennent de l'invagination de l'épiderme, constituant ainsi un lobe. En effet, une lame basale sous-épidermique est retrouvée en périphérie de chaque lobe entourant les grandes cellules et le tissu de soutien. L'ensemble peut être contenu dans une capsule conjonctive. Lorsqu'il en existe plusieurs, les différents lobes se rejoignent, pour former une "glande polylobée", celle qui apparaît lors du premier examen de la structure de la glande, la lame basale est surmontée de cellules épidermiques indifférenciées qui seraient à l'origine du tissu de soutien ; celui-ci contient trois types de cellules (Fig. 5A) : les cellules de type I, à noyau allongé, pauvres en cytoplasme, dont les dictyosomes sont très actifs ; les cellules de type II, caractérisées par la présence d'une grosse vacuole contenant un produit de sécrétion. Le noyau déprimé est entouré de nombreux ribosome ; les cellules de type III, contiennent un noyau digité et surtout, de très nombreuses vacuoles.

La cohésion de ces trois types de cellules est renforcée par deux sortes de structures :

de nombreux desmosomes, alignés, régulièrement disposés ou non, des interdigitations localisées.

Les grandes cellules ont un aspect de cellules en dégénérescence ; en aucun cas, elles n'ont présenté de phase sécrétoire intense. Nous pensons qu'il s'agit de cellules de type III très dilatées, contenant tous les produits de sécrétion élaborés par les cellules du tissu de soutien (types I, II et III). Les lysosomes sont très nombreux. Le cytoplasme lui-même apparaît lâche et dissocié. Nous proposons pour ces cellules l'appellation de cellules de type IV (Fig. 5B).

Le type V pourrait correspondre à des grandes cellules contenant des vacuoles volumineuses, au contenu hétérogène, constituant les granules et envahissant peu à peu l'ensemble du cytoplasme. Tandis que la vacuole se dilate, le noyau, les inclusions cytoplasmiques et le cytoplasme sont détruits. La membrane cellulaire n'est plus observable. Dans ce cas, ce serait la fin de la phase sécrétoire, et la dégénérescence complète de la cellule glandulaire. La présence des cellules de type V n'est pas constante dans les "glandes venimeuses". Certaines en sont dépourvues, d'autres en contiennent un grand nombre (Fig. 5B).

CONCLUSION

Cette étude des "glandes venimeuses" de la petite Vive, *Trachinus vipera*, a permis de préciser les travaux antérieurement réalisés, et de dégager un certain nombre de faits nouveaux.

L'examen en microscopie électronique, réalisé pour la première fois sur des glandes venimeuses de Téléostéens, a apporté de nombreux renseignements, non

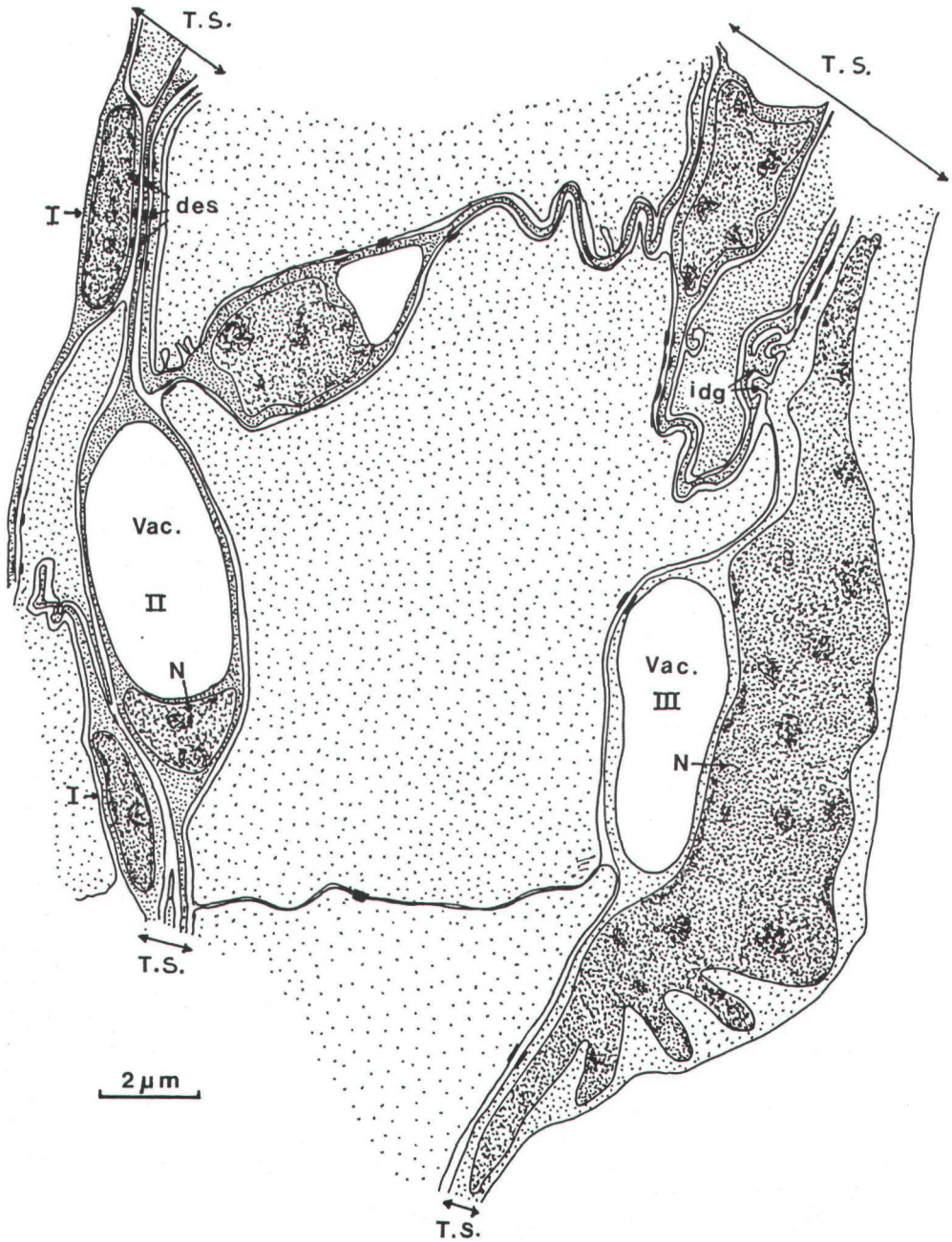
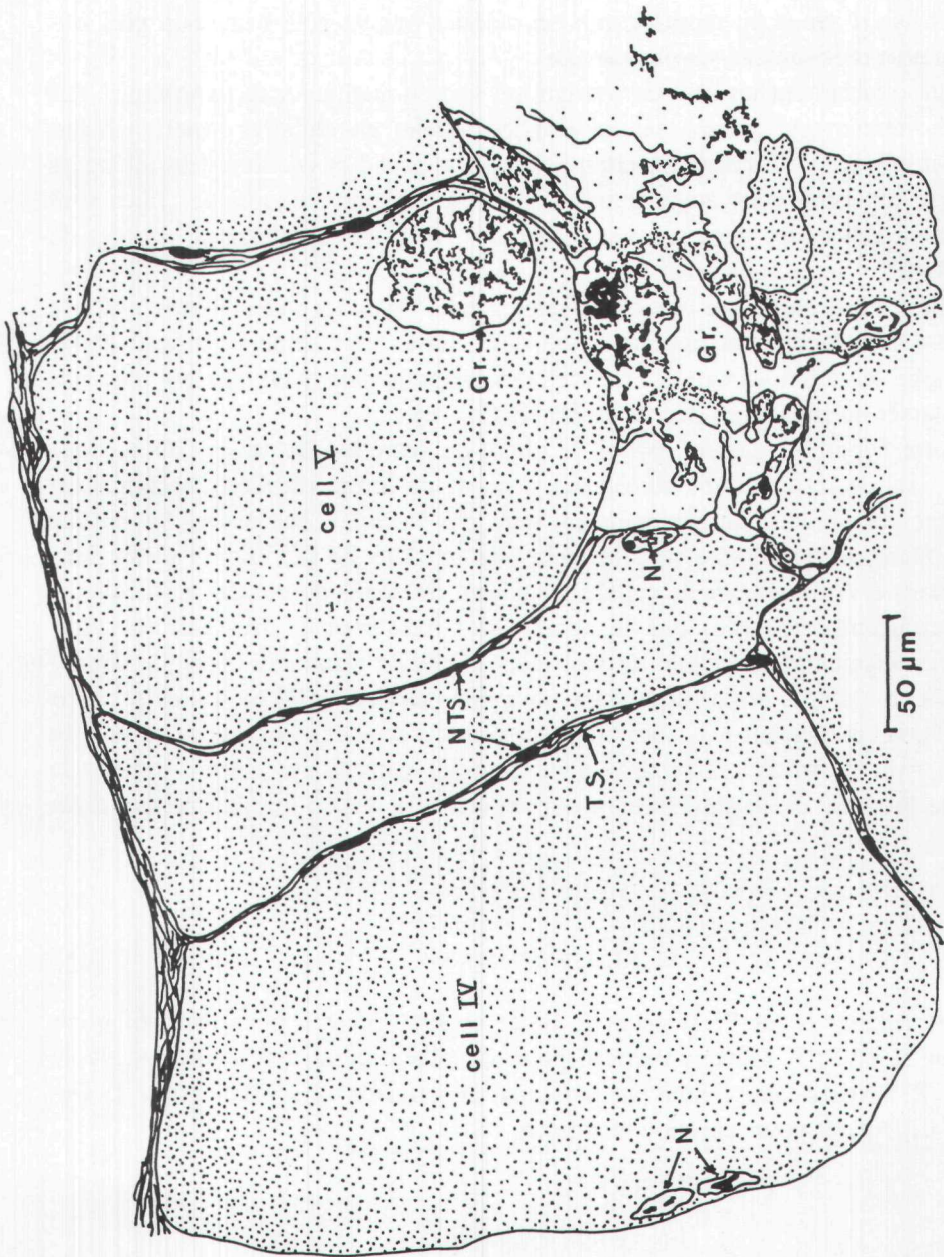


Fig. 5 : Évolution des cellules sécrétrices.

5 A : Évolution des cellules du tissu de soutien (types I à III). I, II, ... : mise en place des différents types de cellules ; des. : desmosomes ; idg. : interdigitations, n. : noyau ; vac. : vacuole ; T.S. : tissu de soutien.



5 B : Evolution des grandes cellules (types IV et V).
cell. IV et V : cellules de types IV et V ;
Gr. : granules ; N. : noyau ; TS. : tissu de soutien N.TS. : noyau dans le tissu de soutien.

seulement sur les grandes cellules qui, pour beaucoup d'auteurs, constituent les cellules glandulaires sécrétrices, mais aussi, sur ce que certains considèrent comme des cellules-support rencontrées dans les "glandes venimeuses" de nombreux Poissons. Nous avons pu montrer que ces cellules ont un rôle beaucoup plus original ou plus précisément, un double rôle :

— Elles constituent un tissu de soutien qui sert en quelque sorte d'armature aux "glandes venimeuses", composées de grandes cellules glandulaires hypertrophiées, et rendues de ce fait fragiles. En effet, ce tissu comprend des cellules très allongées dont le cytoplasme n'est souvent pas visible en microscopie optique. Elles sont étroitement reliées les unes aux autres par des structures spécialisées, rangées de desmosomes et interdigitations.

— Elles participent au renouvellement des "glandes venimeuses". Cette hypothèse repose sur des arguments de deux sortes : la forme du noyau et les produits de sécrétion accumulés. Ces cellules subissent une évolution qui a permis de les classer en trois types décrits de I à III (Fig. 5).

Si notre hypothèse s'avère exacte, la phase de sécrétion du venin débute donc dans le tissu de soutien dont les cellules, à noyau de forme régulière, commencent à sécréter des produits qui s'accumulent dans des vacuoles. Peu à peu, les noyaux se déforment, le cytoplasme devient lâche, les produits de sécrétion s'accumulent sont libérés à l'extérieur de la cellule au niveau de zones de contact particulières (les interdigitations), tandis que le nombre des lysosomes et des vésicules autophagiques augmente. La cellule devient alors la cellule glandulaire typique décrite par plusieurs auteurs et correspondant pour nous aux types IV et V. Les produits de sécrétion, participant à la formation du venin, s'écoulent hors de la cellule, le long du tissu de soutien. L'apparition de granules dans le cytoplasme indique le début de la phase de dégénérescence qui aboutit à la disparition progressive de la cellule.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les Professeurs P. Binet et J.-C. Mestre pour l'accueil qu'ils nous ont réservé ; F. Goudey-Perrière pour sa collaboration à l'élaboration de ce travail ; P. Brousse-Gaury pour sa participation efficace ; J. Charpentier, J. Degerit et C. Donnet pour leur aide technique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLMAN, G.J., 1840. On the stinging property of the Lesser Weeverfish (*Trachinus vipera*). *Ann. & Mag. Nat. Hist.*, 6: 161-165.
- BERKALOFF A., J. BOURQUET, P. FAVARD, & J.-C. LACROIX 1978. *Biologie et physiologie cellulaires. II. Cellules et virus, etc.* Collection Méthodes, Hermann, Paris : 260 pp.

- BEKTIN, L., 1957. Glandes cutanées et organes lumineux. In "Traité de Zoologie.", XIII : 459-481, Masson, Paris.
- BORLEY, J.O., 1907. The poison apparatus of the weever. *Trans. Norfolk & Norwich Nat. Soc.*, 8 : 369-373.
- BOTT, R., 1939. Poison spine of *Trachinus draco*. *Nature*, 69 : 61-68, 10 fig.
- BOTTARD, A., 1885. Note sur la piqure de la Vive. *C.R. Soc. Biol.* 2: 23-26.
- BOTTARD, A., 1889. Les poissons venimeux. Thèse Paris. Octave Doin éd., 198 pp.
- BOTAREL, A., 1889. L'appareil à venin des poissons. *C.R. Acad. Sc.*, 108 : 534-537.
- BRIOT, A., 1903 b. Différence d'action venimeuse des épines dorsales et des épines operculaires de la Vive. *C.R. Soc. Biol.*, 55 : 623-624.
- BYERLEY, J., 1849. On the *Trachinus draco*, or otter pike, stingfish or weever. *Proc. Lit. Philos. Soc. Liverpool*, 5:156-168.
- CAMERON, A.M. & R. ENDEAN, 1966. The venom apparatus of the scorpion fish *Notesthes robusta*. *Toxicon*, 4: 111-121.
- CAMERON, A.M. & R. ENDEAN, 1970. Venom glands in Scatophagid fish. *Toxicon*, 8: 171-178.
- CAMERON, A.M. & R. ENDEAN, 1972. The venom glands of Teleost fishes. *Toxicon*, 10 : 301-303.
- CAPAPE, C., R. PRIETO. & A. CHADLI, 1976. Les Téléostéens dangereux des côtes Tunisiennes. I - Les espèces venimeuses. *Archives de l'Institut Pasteur de Tunis*, 3 : 293-315.
- COUPIN, H., 1899. Les poissons dangereux. *Med. Mod.*, 10 : 681-684.
- COUTIERE, H., 1899. Poissons venimeux et poissons vénéneux. Thèse École sup. pharmacie Paris, 221 pp.
- CUVIER, G.L. & A. VALENCIENNES, 1828. *Histoire naturelle des poissons*, 22 vol. ill., Paris, in vol. 3: 233-259.
- DAY, F., 1880. *The fishes of Great Britain an Irelan*. London, Williams et Norgate, 2 vol.
- ENCYCLOPAEDIA BRITANNICAE, 1973. William Benton. Publ., vol. 22, 1050 pp.
- ENCYCLOPAEDIA UNIVERSALIS, 1973 - S.A. vol. 16, 1105 pp. France.
- ENDEAN, R., 1961. A study of the distribution, habitat, behaviour venom apparatus and venom of the stone-fish. *Austr. J. mar. Freshwat. Res.*, 12, 177 pp.
- EVANS, H.M., 1907. Observations of the poisoned spines of the weevers fishes (*Trachinus draco*). *Brit. Med. Jour.*, 1: 73-76 et *Trans. Norfolk Norwich Nat. Soc.*, 8 : 355-368.
- EVANS, H.M., 1923. The defensive spines of fishes, living and fossil and the glandular structure in connection therewith, with observations on the nature of fish venoms. *Phil. Trans. r. Soc. London*, B, 212 pp 1-33, pl. 1 à 3.
- FLEURY, R., 1950. L'appareil venimeux des Sélaciens Trygoniformes (Anatomie, Histologie, Physiologie) *Mém. Soc. Zool. Fr.*, Paris, 30:1-38.
- GRESSIN, L., 1884. Contribution à l'étude de l'appareil à venin chez les poissons du genre Vive. *Thèse Fac. Méd.*, Paris, 51 pp. 1 pl.
- GUNTHER, A.C., 1880. *An introduction to the study of fishes*. Edinburgh, Adam and Charles Black.
- HALSTEAD, B.W., 1970. *Poisonous and venomous Marine Animal of the world*. Vol. 3, *Vertebrates, Osteichthyes*. United State government Printing office, Washington, 1006 pp.
- HALSTEAD, B.W., 1971. Venomous fishes. In *Venomous Animals and their venoms*. W. Bucheri, E. Buckley et V. Deulofeu, ed., Academic Press, New York, London, vol. II : 588-626.
- HALSTEAD, B.W., M.-J. CHITWOOD, & F.-R. MODGLIN., 1955 a. The venom apparatus of the california scorpionfish, *Scorpaena guttata* Girard. *Trans. Am. Microscop. Soc.*, 74 : 145-158.
- HALSTEAD, B.W., M.-J. CHITWOOD & F.-R. MODGLIN, 1955 b. The anatomy of the venom apparatus of the zebrafish, *Pterois volitans* (Linnaeus). *Anat. Rec.*, 122 : 317-333.
- HALSTEAD, B.W., M.-J. CHITWOOD & F.-R. MODGLIN, 1956. Stonefish stings, and the venom apparatus of *Synanceja horrida* (L.). *Trans. Am. Microscop. Soc.*, 75 : 381-397.
- HALSTEAD, B.W. & F.-R. MODGLIN, 1958. Weeverfish stings and the venom apparatus of weevers (*Trachinus*). *Z. Tropenmed. Parasitol.*, 9 : 129-146.
- HEIDENHAIN, M., 1916. Über die Mallorische Bindegewebsfärbung mit Karmin und Azokarmin als Vorfarben. *Z. wiss. Mikr.*, 32: 361-372.
- LACÉPÈDE, B.G., 1798. *Histoire naturelle des poissons*. Paris. 5 vol.
- PARKER, W.N., 1888. On the poison-organs of *Trachinus*. *Proc. Zool. Soc., London*, 3 : 359-367.
- PAWLOWSKY, E., 1906. Zur Kenntnis der Giftdrüsen von *Scorpaena porcus* und *Trachinus draco*. *Trav. Soc. Imp. Natur. de St Petersburg*, 37, (1) n° 7-8.
- PAWLOWSKY, E., 1907. Zur Anatomie der Epidermis und ihrer Drüsen bei Giftigen Fischen. *Ibid.*, 38,(1).

- PAWLOWSKY, E., 1909 a. Zur Frage über die Hautdrüsen (giftige) einiger Fische. *Ibid.*, 40, 1.
- PAWLOWSKY, E., 1909 b. Ein Beitrag zur Kenntnis der Hautdrüsen (giftigen) einiger Fische. *Anat. Anz.*, 34: 314-330.
- PAWLOWSKY, E., 1911. Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues der Giftdrüsen einiger Scorpaeniden. *Zool. Jahrb. Abt. F. Anat.*, 31: 529-542.
- PAWLOWSKY, E., 1913. Sur la structure des glandes à venin de certains poissons, et en particulier de celles de *Plotosus*. *C.R. Soc. Biol.*, 74: 1033-1036.
- PAWLOWSKY, E., 1914. Über den Bau der Giftdrüsen bei *Plotosus* und anderen Fischen. *Zool. Jahrb.*, 38: 427-448.
- PERRIÈRE, C., 1980. Mise en élevage de la petite Vive, *Trachinus vipera*. Cuvier et Valenciennes (Téléostéen, Perciforme, Trachinidae) en milieu artificiel. *Rev. fr. Aquariol.*, 7: 53-60.
- PERRIÈRE, C., 1985. Les glandes venimeuses et le venin de la petite Vive (*Trachinus vipera* C.V.): étude cytologique et données biochimiques. Doctorat de l'Université Paris VI, Cytologie, 176 pp.
- PHISALIX, C., 1899. Expériences sur le venin des Vives (*Trachinus vipera* et *Trachinus draco*). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 5: 256-258.
- PLINE L'ANCIEN, (entre 27 et 79). *De Venetatis marinis*, livre IX.
- PORTA, A., 1905. Ricerche anatomiche sull'apparecchio velenifero de alcuni pesci. *Anat. Anz.*, 26: 232-247.
- REED, H.D., 1924. The Morphology of the Dermal Glands in Nematognathous Fishes. *Z. Morph. Anthropol.*, Stuttgart, 24: 227-264.
- REYNOLDS, E.S., 1963. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 17: 208-212.
- ROCHE, E.T. & B.W. HALSTEAD, 1972. The venom apparatus of California rockfishes (Family Scorpaenidae). *Fish Bull.*, 156: 49 pp.
- RONDELET, G., 1507. *Libri de piscibus marinus in quibus verae piscium effigies expressae sunt*. Lyon, éd., 1554. *L'histoire entière des Poissons* (traduction française abrégée), Lyon, 1558.
- SCHMIDT, T., 1874. Om fjaesingens stik og giftredskaber. *Nord. Med. Arkiv.*, 6: 20 pp.
- SCHMIDT, F.T., 1875. On the poisonous nature of wounds inflicted by the spines of *Trachinus draco*. *Nordiskt Medicinskt brkin*, 6, n° 2.
- SKEIE, E., 1962. The venom organs of the weeverfish (*Trachinus draco*). *Med. Danmarks Fiskeri og Havvundergelser*, 3: 327-338.
- SKEIE, E., 1966. Weeverfish stings-Frequency, occurrence, clinical course, treatment and studies on the venom apparatus of the weeverfish, the nature of the toxin and immunological aspects. *Dan. Med. Bull.*, 13: 119-121.
- TANGE, Y., 1957. Beitrag zur Kenntnis der Morphologie des Giftapparates bei den japanischen-Fischen XVI. Zusammenfassende Betrachtung über den Giftapparat. *Yokohama Med. Bull.*, 8: 62-82.
- WATSON, M.L.W., 1958. Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals. *J. Cell Biol.*, 4: 457-478.